中華農業研究 28(3)：199～206(1979)

# 溫度對直播水稻分蘖特性與成熟生理之影響[1]

陳 建 山　　劉 大 江[2]

**摘要**：本試驗之目的在探討溫度對直播水稻之開始分蘖節位及成熟期地上部碳水化合物含量之影響，以提供本省二期稻作穗數與結實率減低原因之參考。試驗採用臺中秈2號與臺南 5 號二水稻品種，從播種至成熟期間在人工控制氣候室之玻璃室內，按最高分蘖期、孕穗期及抽穗期，分別給予如下三種日／夜溫度轉換處理： 30/25→25/20→20/15°C, 25/20→30/25→30/25°C, 與 20/15→25/20→30/25°C ，結果摘要如下：

1.直播水稻之開始分蘖節位在主稈第 2 或第 3 節位。低溫（20/15°C）生長之直播水稻開始分蘖節位，比高溫（30/25°C）或中溫（25/20°C）提高，品種間，稉稻又比秈稻高，唯品種或處理間穗數之差異概不顯著。

2.不同品種或處理之葉綠素濃度皆自最高分蘖期後逐漸下降，而由高溫降至低溫處理之水稻，葉綠素含量自孕穗期起，顯著地比其他處理爲低。

3.在葉或稈和葉鞘的非構造性碳水化合物，由高溫降至低溫之處理，自孕穗期起，含量逐漸上升，但另二個溫度處理，在成熟期變化較少，含量亦較前者低，兩品種的變化趨勢相同。

4.在低溫成熟水稻之千粒重與結實百分率最差，推究原因，可能因低溫影響光合作用器官功能與光合成產物轉流受阻礙的緣故。

有鑑於此，直播密植栽培有能力補償高溫對分蘖的影響，有利於在二期稻作推廣栽培，而爲避免低溫影響二期稻作的結實率，推廣早熟稻亦是值得嘗試的途徑。

本省現正積極推廣水稻機械化栽培，直播與移植方式同爲被重視的研究課題。機械直播水稻不僅能節省三分之一的勞力，而且比移植方式增產 5.8～15.9% [11] 。直播水稻增產的原因，乃直播可使單位面積有效分蘖數增加 [15] ，而有效分蘖數與栽植方式及分蘖特性間亦有密切關係存在 [13] ，一般調查水稻分蘖節位可顯示品種特性，並可做爲栽培及育種選拔的指標 [13,14] ，唯本省鮮有此類報告可供參考，期作間環境因子差異對直播水稻分蘖特性之影響如何，更完全未能瞭解，本試驗乃據此研究溫度對水稻分蘖節位之影響，以爲探討二期作水稻穗數減低原因之依據。

臺灣現有研究二期作稻減產原因之結論，認爲除穗數減少外，尙有結實率降低之問題 [1,10] 直播水稻能够提高單位面積穗數乃不爭之事實，唯結實率降低之原因與防止對策，至今尙未能充分瞭解。二期作水稻光合作用效率（photosynthetic efficiency）不如一期作爲低產之主因 [1] ，在控制環境下，以移植法栽培水稻，發現由高至低的氣溫變化（相當於二期作之氣溫變異）可使水稻葉綠素濃度及光合作用能力（photosynthetic activity）顯著降低 [2] ；而以統計分析水稻抽穗後同化物移蓄穎花的情形，一期作爲 86 %，二期作爲 79 %，顯示光合成產物之累積與轉流在兩期作間有差異存在 [10] 。推究其原因，可能係二期作由高溫强日照降至低溫弱日照的氣候變化不適合水稻生育的緣故。

---

1. 臺灣省農業試驗所 研究報告 第 892 號。試驗時利用農業中心之人工控制氣候室設備，謹此誌謝。

2. 本所農藝系 技士，技正。臺灣省 臺中縣 霧峰鄉。

溫度對水稻生育之影響，以往之研究者，均認爲水稻生育後期如逢低溫，易因結實率降低而導致減產[4,5,6]。綜合上述各項試驗結果，可知溫度與光合作用能力與光合成產物轉流之關係密切，有鑑於此，本研究之另一目的即在瞭解水稻於不同生育階段接受不同溫度處理，對光合作用器官及地上部光合成產物分配的影響，做爲探討本省二期作稻結實率降低原因之參考。

## 材料與方法

本試驗採用粳稻臺南 5 號與秈稻臺中秈 2 號爲材料，於民國 66 年 2 月開始在農業中心人工控制氣候室之玻璃室進行試驗。種子經消毒、浸種及催芽後，播種於 30×25×10 cm 之栽培缽內，深度 1 cm，行株距爲 6×6 cm。播種前施基肥硫銨 1 g，過磷酸石灰 2.3 g 與氯化鉀 0.6 g，追肥用硫銨 2 g，穗肥施用硫銨 1 g（相當於 N : P : K=100 : 60 : 50 kg/ha）。水稻於不同氣溫下播種，並於各生育階段進行變溫處理，處理方式詳示於表 1，每處理重複十缽。

表 1. 直播水稻生育各期之溫度處理

**Table 1.** Changes and duration of day/night temperature treatments of directly-sowed rice grown in phytotron

| Treatment code | Temperature duration in the period of | | |
|---|---|---|---|
| | Sowing to maximum tillering | Maximum tillering to booting | Booting to harvest |
| H—L | 30/25°C | 25/20°C | 20/15°C |
| M—H | 25/20°C | 30/25°C | 30/25°C |
| L—H | 20/15°C | 25/20°C | 30/25°C |

當水稻達分蘖始期，即開始調查初現分蘖所在節位，調查係仿林與陳氏方法[3]進行。又於最高分蘖，孕穗，乳熟，黃熟及枯熟期採取樣品，每處理 20 - 30 株，仿照 Arnon 氏法[20]測定葉片內葉綠素濃度，同時並將樣品區分爲葉片及稈（含葉鞘）兩部分，於 100°C 烘乾 1 小時，再於 70°C 下繼續至完全乾燥爲止，通過 40 目 (mesh) 篩磨粉後，以 takadiastase 分解法測定非構造性碳水化合物 (Total non-structural carbohydrates，簡稱 TNC) 濃度[21]。水稻收穫後並調查穗長、穗數、穗重、一穗粒數、一株粒數，結實率、千粒重及一、二次枝梗數等重要農藝性狀。

## 結　　果

### 一、溫度對直播水稻開始分蘖節位之影響

水稻自播種至最高分蘖期止，分別置於日／夜溫爲 30／25，25／20 與 20/15°C 之玻璃室內生長，三種溫度對兩個品種水稻開始分蘖節位之影響示於表 2。臺中秈 2 號在 30／25 及 25/20°C 二種溫度處理下，分別有 83.7 與 93.2% 之植株自 2／0 節位（主稈第二節位）開始分蘖，但在 20/15°C 處理，則僅爲 39.0%。臺南 5 號於 25/20°C 溫度處理之分蘖，2／0 節位占 65.4%，於30／25及 20/15°C 溫度下，分別有 53.7 與 61.8% 之分蘖始於 3／0 節位。二水稻品種以直播法栽培，開始分蘖之節位完全落於 2／0 與 3／0 兩主稈節位；在低溫 (25/20°C) 下生長之水稻，其開始分蘖節位顯然比高溫 (30/25°C) 及中溫 (25/20°C) 提高；品種間比較則以臺南 5 號之分蘖節位較高。

表 2. 溫度對直播水稻初現分蘗節位之影響

**Table 2.** Influence of temperature on the node-position of the first-emerged tiller of directly-sowed rice plants

| Node position | Tainan No. 5 | | | Taichung sen No. 2 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 30/25°C | 25/20°C | 20/15°C | 30/25°C | 25/20°C | 20/15°C |
| 2/0 | 31 (46.3) | 34 (65.4) [a] | 26 (38.2) | 77 (83.7) | 69 (93.2) | 32 (39.0) |
| 3/0 | 36 (53.7) | 18 (34.6) | 42 (61.8) | 51 (16.3) | 5 (6.8) | 50 (61.0) |
| No. of plants examined | 67 (100.0) | 52 (100.0) | 68 (100.0) | 92 (100.0) | 74 (100.0) | 82 (100.0) |

*a*. Numbers in parentheses indicate percentage.

## 二、不同溫度變異對直播水稻葉綠素濃度之影響

圖1與圖2分別表示臺中秈2號與臺南5號水稻於不同溫度變異情形下之葉綠素濃度變化。自最高分蘗期後，葉片內葉綠素濃度隨成熟期之增進而降低，唯亦因不同溫度持續處理而有異，由高溫降至低溫 (H→L) 之直播水稻，自乳熟期後，葉綠素濃度急速降低，由中溫或低溫升至高溫 (M→H 或 L→H) 之葉綠素濃度雖亦下降，但趨勢緩慢，即使達黃熟期或枯熟期時，濃度仍達 2 mg/g. f. w. 左右，而由高溫降至低溫之處理，同一時期則已幾近於零。上述溫度處理對直播水稻葉綠素濃度變化趨勢之影響，在臺南5號與臺中秈2號之結果非常一致，唯臺南5號下降幅度較臺中秈2號緩慢。

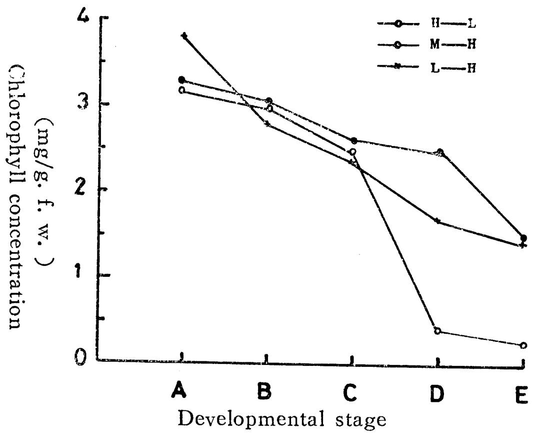


圖 1. 溫度對直播水稻生育過程葉綠素濃度之影響（臺中秈 2 號）。

**Fig. 1.** Changes of chlorophyll concentration in leaves during various developmental stages of directly-sowed rice as affected by temperature treatments (Taichung sen No. 2). Developmental stage A : maximum tillering, B : booting, C : milky, D : yellowing (hard dough), and E : wilting.

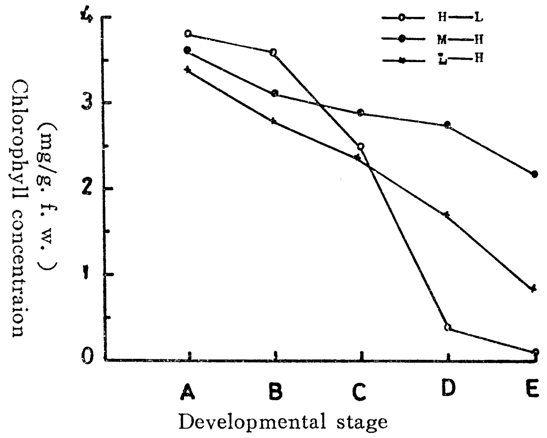


圖 2. 溫度對直播水稻生育過程葉綠素濃度之影響（臺南5號）。

**Fig. 2.** Changes of chlorophll concentration in leaves during various developmental stages of directly-sowed rice as affected by temperature treatments (Tainan No. 5). See Fig. 1 for description of developmental stages.

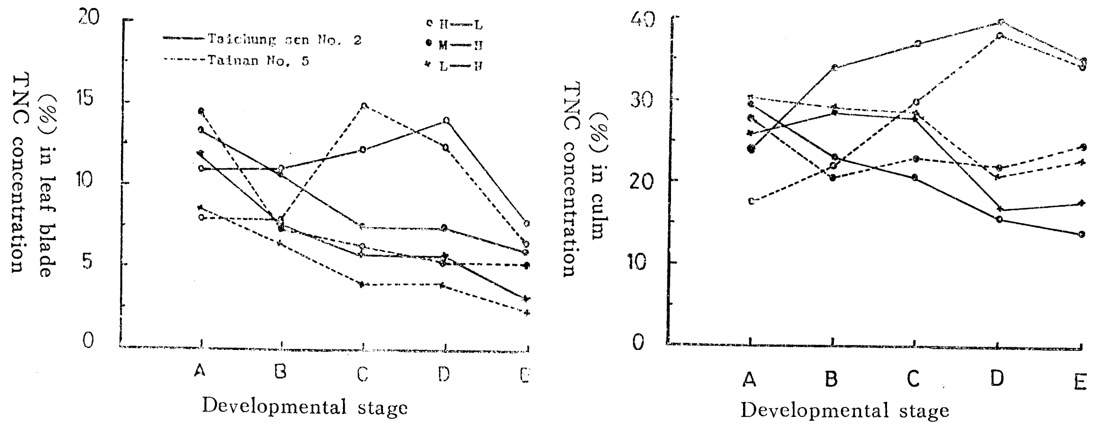


圖 3. 溫度對直播水稻生育過程地上部非構造性碳水化合物濃度之影響

**Fig. 3.** Effect of temperature on the concentration of total nonstructural carbohydrates (TNC) during various developmental stages of directly-sowed rice. See Fig. 1 for description of developmental stages.

## 三、不同溫度變異對直播水稻非構造性碳水化合物（TNC）濃度之影響

如圖3所示，兩水稻品種葉片內非構造性碳水化合物濃度，除由高溫降至低溫之處理外，均自最高分蘖期逐漸下降，至枯熟期爲止。由高溫降至低溫之處理，則自最高分蘖期起逐漸上升，至枯熟期方稍降低，與上述由中溫或低溫升至高溫的情形恰好相反，且於乳熟至黃熟階段，TNC 濃度較其他兩種處理者高 1～2 倍；此種變化趨勢在兩品種間亦極爲相近。

稈部（含葉鞘）TNC 濃度遠較葉片爲高。圖3中顯示，由高溫至低溫情形下， TNC 濃度自最高分蘖期起持續上升，至枯熟期高達 38～40%。低溫至高溫與中溫至高溫兩處理間比較，則 TNC 濃度均自最高分蘖期開始逐漸降低，唯在乳熟期以前，前者降低幅度較後者爲小。品種間之比較顯示，葉片內之 TNC 濃度一般以臺中秈2號較高，但在稈部則低於臺南5號。

表 3. 溫度對直播水稻一些農藝性狀之影響

**Table 3.** Some agronomic characteristics of directly-sowed rice grown under different temperature regimes.

| Variety | Treatment [a] | Panicle number per hill | Panicle weight (g) | Panicle length (cm) | Number of spikelets per panicle | 1000-grain weight (g) | Ripened grain (%) | Number of primary branch | Number of secondary branch |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Tainan No. 5 | H—L | 3.6 | 2.4 d[b] | 13.7 c | 45.9 e | 23.3 a | 57.6 c | 5.6 c | 6.1 bc |
| | M—H | 4.1 | 5.3 ab | 15.3 b | 58.7 cd | 24.6 a | 92.1 a | 6.2 c | 8.2 a |
| | L—H | 3.7 | 4.6 bc | 14.2 c | 52.8 de | 21.6 b | 92.8 a | 5.9 c | 6.9 ab |
| Taichung sen No. 2 | H—L | 4.3 | 2.1 d | 16.2 b | 66.6 ab | 24.4 a | 30.5 d | 7.7 b | 5.9 bc |
| | M—H | 3.9 | 6.3 a | 17.8 a | 73.2 a | 24.8 a | 88.5 a | 8.5 a | 7.5 a |
| | L—H | 3.8 | 4.1 c | 15.3 b | 61.5 bc | 24.0 a | 81.4 b | 7.6 b | 5.3 c |

*a*. See Table 1 for description of temperature treatments.

*b*. Means having the same letter do not differ at p=0.05.

**四、不同溫度變異對直播水稻一些重要農藝性狀之影響**

表3所示爲臺南5號與臺中秈2號在不同溫度生長下之重要農藝性狀比較。穗數不論在品種或處理間之差異概不顯著。穗重在處理間之差異，兩品種均以中溫升至高溫最佳，低溫升至高溫次之，高溫降至低溫最差。另外，穗長與每株平均粒數之差異情形與穗重之結果相似。三種溫度生長下之水稻千粒重，二品種之結果沒有很大差異，但結實率之變化相當明顯，兩品種之結實率在低溫或中溫升至高溫之處理至少在 80% 以上，而高溫降至低溫，臺南5號與臺中秈2號分別僅有 57.6 與 30.5%。一、二次枝梗數以中溫升至高溫最多，另外二溫度處理之差異不明顯。

## 討　　論

臺灣地區二期作水稻產量低於一期作，氣象因子的差異被認爲是重要原因之一，其中尤以溫度與日射量的影響最大。第一期作水稻生育過程中溫度的變化係由低至高，二期作則正好相反，本試驗於控制環境下模擬兩期作之溫度變異，檢討直播水稻的分蘖特性，發現高溫（30°C）條件下，水稻開始分蘖節位低於低溫（20°C）處理之水稻（表1）；林、陳[3]對移植水稻的研究亦指出，一期作低溫情況，分蘖多始於第六節位，而二期作高溫條件，則又以第五節位居多，顯示無論移植或直播栽培，高溫可使開始分蘖節位有下降之趨勢。唯低溫下或一期作栽培之水稻分蘖數較高溫或二期作時爲多，亦證明高溫對分蘖數之抑制作用並非在於開始分蘖節位之高低。本試驗二品種三溫度處理間的穗數差異並不達顯著水準（表 3），可能係因直播爲密植栽培方式，有限的生長空間限制環境因子對分蘖能力的影響程度；此外，直播水稻分蘖數少，且均爲一次分蘖，與移植水稻具有二、三次分蘖比較，分蘖所需時間較短。由於高溫使穗數減少爲本省二期作稻低產的限制因子，所以若改以直播方式栽培，則溫度對分蘖之影響可因密植而避免。農林廳[7]在全省推行直播水稻之栽培試驗，亦證明二期作平均增產 10.6%，增產原因爲單位面積穗數增加所致。

直播水稻自最高分蘖期後，葉片內葉綠素濃度即持續下降，與林、蘇[1]及謝[9]在田間對移植水稻試驗所得之結果一致。試驗中並發現，由高至低之氣溫變化能加速葉綠素濃度之減低，尤以成熟期更爲顯著（圖 1、2），表示連續性溫度變化對水稻生理具有影響。葉片內葉綠素含量與光合作用能力有密切關係，就臺灣地區第一、二期作水稻之表現而言，林、蘇[1]即曾指出，二期作稻之葉綠素濃度，羣落光合作用之光飽合點（light saturation point）及達光飽合點之光合作用能力（photosynthetic capacity）與效率（efficienay）均較低，是造成低產的部分直接原因；如何在臺灣二期作之環境條件下，育成具有高效率光合作用的水稻品種，亦被多數學者公認爲提高產量的重要研究課題。

非構造性碳水化合物（TNC）是指除構成細胞壁、纖維素及木質素等以外能被植物直接利用之碳水化合物，爲供應植物生長與分化所需的最主要能量來源（Sources of energy）；圖三顯示，成熟期於低溫狀況下生長的水稻，亦即由高至低之溫度處理中，葉片與稈（含葉鞘）皆聚集大量的非構造性碳水化合物；佐藤[16]利用 $^{14}C$ 探討溫度對光合成產物分布之影響，獲致相同結論；唯劉、陳[8]對移植水稻之試驗結果，却顯示由高至低之氣溫變化處理，抽穗前稈部之碳水化合物濃度反較由低至高者爲低，此項差異是否因栽培方式，栽植密度或其他環境因子之影響，尚待確定。

不同溫度下生長之水稻，其生理特性有很大的差異，尤其在孕穗期以後，此項差別更趨顯著，在中、高溫成熟者，葉綠素濃度尚高，葉與稈之 TNC 有逐漸下降的趨勢，表示光合作用與養分轉流的進行，而低溫處理中，葉綠素濃度急遽降低，至黃熟期已幾近於零，營養器官內有大量的碳水化合物累積，可能爲葉片至稈與稈部至穗的養分轉流無法順利進行所致，戶苅等[12]測定水稻全生育期各器官碳水化合物的變化，發現水稻正常發育時稈與葉鞘內澱粉可經水解後轉流至穗部而濃度減低，而糖與蛋白質變化甚少；至於低溫影響水稻光合作用，曾經松島[18]報告證實，尤以在 21°C 以下爲甚；由此可知，低溫下成熟之水稻，光合作用效率降低與光合成產物轉流受阻同爲不可忽略的事實。

松島[18] 同時認爲，從穎花分化期至減數分裂期之間，低溫對水稻的結實率影響最爲顯著，本試驗於二品種亦得到相同之結果，唯未曾調查低溫對受精與穎花分化之作用程度，但長戶[17] 指出此不僅是造成秈、稉稻結實率差異所在，亦爲兩者成熟過程不同的根本原因，此一結論在研究本省水稻期作間產量差異方面的意義如何，尙待進一步的探討。

試驗結果顯示溫度對直播水稻分蘖數的影響，不如移植方式者顯著，如此，若能利用直播水稻之密植方式，當足以補救或避免因二期稻作高溫所造成穗數的抑制，而低溫對水稻生長後期的光合作用器官，光合成產物及轉流等障礙，都可能造成二期稻作結實率的減低，茲再歸納溫度對於二期水稻低產之可能生育生理原因，示於圖 4 。

因此，若能利用早熟稻之較短生育期以避免低溫爲害，亦爲値得嘗試之途徑。當然，全省各地的水稻生育環境不同，導致低產原因需要逐一探討，並非單純溫度一個因素所可全部涵蓋。有關一、二期稻作不同器官碳水化合物在生育全期的消長與穀粒內澱粉累積的關係，及本省機械移植水稻之生育生理的問題，將再進一步加以探討。

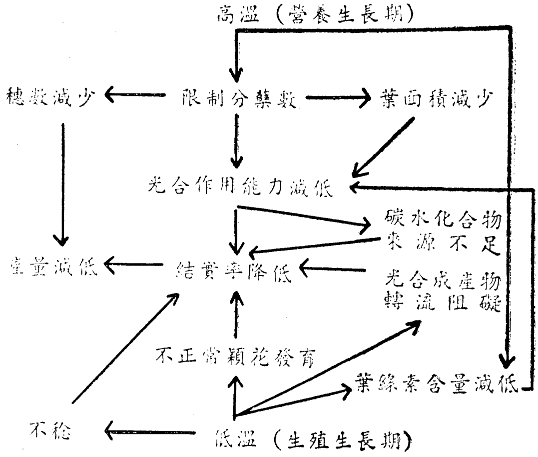


圖 4.　溫度對 2 期稻作低產之可能影響途徑

## 引　用　文　獻


1. 林安秋、蘇新・1976・第二期稻作低產原因之研究。II. 一、二期水稻羣落光合作用之比較・科學發展 4 (11)：7-21。
2. 林安秋、陳建山・1977・第二期稻作低產原因之研究・III. 不同溫度持續對水稻之分蘖及光合作用能力之影響。中華農學會報新 98：55-60。
3. 林安秋、陳建山・1976・第二期稻作低產原因之研究・I. 一、二期稻作水稻之分蘖特性比較・科學發展 4 (10)：53-70。
4. 湯文通、高景輝・1971。溫度對水稻生育之影響・I. 生殖生長期不同溫度處理對水稻產量與農藝性狀之影響・科學農業 9 (7,8)：1-3。
5. 湯文通、高景輝・1972・溫度對水稻生育之影響・II. 生育期間溫度對水稻產量與農藝性狀之影響・中華農學會報 77：16-25。
6. 許東暉・1976・臺灣北部二期稻作低產原因之研究一生長後期溫度對不同類型稻品種生育及產量之影響・科學發展 4 (12)：5-8。
7. 農林廳・1977・臺灣水稻直播栽培（歷年來辦理水稻直播栽培試驗、示範、推廣成績報告）。
8. 劉大江、陳建山・1979・苗期溫度對水稻生理生長之影響。（投稿中華農業研究）
9. 謝昱暐・1978・硝酸態氮及氨態氮對水稻羣落光合作用構成因子與產量構成因素的影響・科學發展 6 (9)：28-841。

10. 鄔宏潘等・1975・第二期稻作低產原因之探討・科學發展 3 (10)：1-37。
11. 蘇匡基、黃添財・1973・水稻直播栽培示範成果及檢討・臺灣農業 9 ( 2 )：25-28。
12. 戶苅義次、岡本嘉、玖村敦彥・1963・水稻に於ける碳水化合物の生產及び行動に關する研究・第 1 報 生育に伴う諸器官中の主要成分含量の推移・日作紀 22 (3,4)：95-97。
13. 片山佃・1930・水稻稈に於ける節數調查の意義・日作紀 2 ( 4 )：278-279。
14. 片山佃・1951・稻麥の分蘖研究・養賢堂。
15. 吉岡鈽・1962・直播栽培の技術學・有斐閣。
16. 佐藤庚・1974・環境に對する水稻の生育反應・第 4 報 氣溫、地溫が $^{14}C$ 同化產物の 轉流、分配に及ぼす影響。 43( 3 )：410-415。
17. 長戸一雄、 F.M. チャウドリー。1969。登熟期の氣溫が日本型および印度型稻の稔實におよぼす影響。日作紀 38：656-667。
18. 松島省三・1972・稻作の理論と技術。養賢堂版。
19. 清水强、關口貞介、盛田英夫、須崎睦夫・1963・主要作物の收量預測に關する研究・Ⅸ. 水稻の直播栽培と移植栽培における生育相、收量成立過程の比較。日作紀 32：128-131。
20. Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenoloxidase Beta Vulgaris. Plant Physiol. 24 : 1-15.
21. Smith, D. 1969. Removing and analyzing of total nonstructural Carbohydrates from plant tissue. Wis. Agr. Expt. Sta. Rept. 41.

# Effect of temperature on the tillering characteristics and developmental physiology of directly-sowed rice[1]

Chein-Shan Chen and Dah-Jiang Liu[2]

## Summary

The purpose of this study was to elucidate the effects of temperature on the node-position of the first-emerged tiller after planting and on the contents of total non-structural carbohydrates (TNC) in the plant tissues during various growth stage of directly-sowed rice in order to provide references for the causes of low yield of the second crop rice.

Two varieties, Taichung Sen No. 2 (indica type) and Tainan No. 5 (japonica type), were used in this study. Temperature treatments were carried out in the glassrooms of phytotron from sowing to maturity. Three treaments of various temperature duration, i. e., 30/25-25/20-20/15, 25/20-30/25-30/25, and 20/15-25/20-30/25°C were designed and changes of temperature within individual treatment were held at maximum tillering, booting and heading stages of the growth course of rice plants.

It was found that the directly-sowed rice cultured under low temperature (20/15°C)

1. Contribution No. 892 from Taiwan Agricultural Research Institute.
2. Agromist and Senior Agromist, respectively, Department of Agronomy, TARI. Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 431. ROC.

had higher node-position of the first-emerged tiller than those grown under warm (25/20°C) or high (30/25°C) temperature. Furthermore, the node-position of the first-emerged tiller was lower for indica than for japonica rice. However, no significant difference in panicle number per hill was found between varieties among temperature treatments.

Chlorophyll concentration was highest at the maximum tillering stage and decreased thereafter in all temperature treatments. The decrease in chlorophyll concentration was more prominent for plants grown from a high to low temperature than those grown from a low to high temperature change.

TNC contents in leaves and culm plus sheaths accumulated evidently from booting stage until harvest when rice plants were grown at a high to low temperature regime. Little changes were observed for other temperature treatments.

The percentage of fully ripened grains and 1,000-grain weight were lower in the treatmnt high to low. The probable cause was the inefficiency of photosynthetic apparatus and the handicap of carbohydrate translocation from culm to panicle as a result of low temperatrue effect.

The method of directly-sowing rice was applicable to the second crop season because decrease in tiller number due to high temperature could be compensated by high-density sowing practice. Early-maturing varieties were also recommended in order to conquer the handicap of carbohydrate translocation during the grain developmental stage.